

ПАРАЗИТАРНЫЕ СИСТЕМЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ

В. Л. Контримавичус, Г. И. Атрашкевич

Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан

Рассмотрена структура паразитарных систем, образуемых пятью видами скребней птиц в заполярной Чукотке. Выяснено, что численность паразитов в каждой из систем регулируется одним из окончательных хозяев под контролем факторов, действующих по принципу обратной связи. Обсужден ряд особенностей функционирования паразитарных систем и их значение как модели для изучения популяционной биологии гельминтов.

В современной экологической паразитологии все большее внимание привлекают вопросы популяционной биологии. Полученные в этой области данные позволяют более глубоко изучить не только многие стороны экологии паразитических организмов, но и само явление паразитизма. Чрезвычайно удобной моделью для изучения ряда вопросов популяционной экологии этих организмов является понятие паразитарной системы, разработанное Беклемишевым (1956). Рассматривая взаимодействие популяций в экосистеме как некий экологический процесс (предаторный, пасторальный, паразитарный и т. д.), Беклемишев указывает, что эти популяции образуют экологические (биоценологические) системы типа хищник—жертва, травоядное животное—растительность, паразит—хозяин. Понятие «паразитарная система» нельзя путать с понятием «система паразит—хозяин», довольно часто используемым в литературе. В первом случае составными элементами системы являются популяция паразита и одна или несколько популяций хозяина (хозяев). Во втором случае систему составляют одна особь хозяина и группа особей паразита. Поскольку особи паразита взаимодействуют определенным образом между собой и с организмом хозяина, то в экологическом плане их рассматривают как определенную временную субпопуляционную единицу, которую Беклемишев (1959) называет микропопуляцией, а Эш с соавторами (Esch e. a., 1975) — инфрапопуляцией. Совокупность паразитов определенного вида, заселяющих всех особей хозяев в данной экосистеме или находящихся вне хозяев в виде свободноживущих стадий развития, Беклемишев называет популяцией, Эш с соавторами — супрапопуляцией. Понимание процессов, происходящих в микропопуляции, чрезвычайно важно для познания популяционной биологии паразитов, поскольку именно в микропопуляциях происходят многие важные популяционные явления (размножение, селективная смертность и т. п.); кроме того, микропопуляции паразитов (при высокой их численности) вызывают болезнь или даже смерть хозяев.

Паразитарные системы, пожалуй, более жестко детерминированы, чем другие экологические системы, что объясняется специфичностью паразитов по отношению к хозяевам. Даже в тех случаях, когда паразит считается широкоспецифичным (полигостальным), круг хозяев, которых он может инвазировать, все-таки довольно ограничен, а каждый из видов хозяев, как правило, неравноценен и значение каждого из них в поддержании самой системы тоже неодинаково.

В статье мы приводим данные о пяти паразитарных системах, образованных скребнями *Arhythmorhynchus petrochenko* (Schmidt, 1969), *Filicollis anatis* (Schrank, 1788), *F. trophimenko* Atrashkevich, 1982, *Polymorphus strumosoides* Lundström, 1942 и *P. magnus* Skrjabin, 1913, в тундрах Чаунской низменности (Северо-Западная Чукотка, примерно 68.5° с. ш.), по материалам вскрытий 1970—1978 гг. На основе этого материала обсуждены некоторые вопросы, связанные с изучением структуры и функции паразитарных систем.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ИЗУЧЕННЫХ ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ СКРЕБНЕЙ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Образуемые скребнями птиц паразитарные системы по классификации Беклемишева (1956) относятся к числу сложных трехчленных. В температурных условиях водоемов Чаунской низменности развитие цистаканта продолжается несколько недель (наименьшая продолжительность развития цистакантов разных видов при температуре 20°—44—49 дней). Поэтому большинство цистакантов не успевает развиться в течение одного летнего сезона, зимует в промежуточном хозяине и продолжает развитие следующим летом. Зараженность ракообразных личинками скребней в большинстве водоемов составляет 0.16—1.32%, однако в отдельных из них (предпочитаемых птицами) достигает 23%. Примерно через месяц после заражения птицы скребни достигают зрелости и начинают выделять яйца. Промежуточными хозяевами *Filicollis anatis*, *F. trophimenko* и *Arhythmorhynchus petrochenko* является водяной ослик *Asellus tschaunensis* Levandov, многочисленный в мелководных тундровых водоемах, промерзающих зимой до дна, в которых ракообразные и инвазирующие их личинки зимуют вмёрзшими в лед. У скребней рода *Polymorphus* промежуточными хозяевами служат бокоплавы *Gammarus pulex extensus* Martynow и *G. wilkitzkii* Birula; основное значение имеют ракообразные первого вида. Гаммарусы в отличие от водяного ослика заселяют только относительно глубоководные водоемы, не промерзающие зимой до дна. Это обстоятельство резко ограничивает возможные их местообитания и, видимо, служит причиной более низкой инвазии птиц скребнями рода *Polymorphus* по сравнению с видами, развивающимися через *A. tschaunensis*.

Скребни отличаются довольно широкой специфичностью к окончательным хозяевам. Согласно классификации Шульца и Гвоздева (1972), среди них мы различаем облигатных окончательных хозяев, в которых скребни достигают половой зрелости и которые заражены ими достаточно часто; факультативных хозяев, в которых паразиты могут достигать половой зрелости, однако которые инвазируются ими редко (чаще всего по причинам экологического порядка), и абортивных хозяев, в которых скребни остаются какое-то время живыми и даже могут развиваться, однако удаляются из организма до достижения половой зрелости. В изученном регионе у каждого из рассматриваемых видов гельминтов облигатными хозяевами являются птицы 3—5 видов, факультативными — 1—2, абортивными — до 20 видов птиц. Реальное значение в циркуляции гельминтов в экосистеме имеют только облигатные окончательные хозяева, поэтому лишь они учтены в нижеприведенном анализе.

На функционирование паразитарных систем, в которых окончательными хозяевами являются перелетные птицы, накладывает отпечаток характер и сроки их миграции. В изученном регионе инвазия сохраняется в зимнее время в основном в промежуточных хозяевах в виде уже достигших инвазионности цистакантов или развивающихся личинок. Мы располагаем данными, что часть яиц также перезимовывает, сохраняя жизнеспособность. Весной птицы прилетают довольно слабо зараженными скребнями, среди паразитов преобладают молодые (развивающиеся) скребни. Вероятно, слабую заражаемость птиц скребнями на весеннем пролете можно объяснить тем, что водяные ослики распространены очагово, а более распространенные бокоплавы занимают относительно глубокие водоемы, поздно оттаивающие весной. Заражение взрослых птиц происходит в основном в местах гнездований, здесь же заражаются и молодые птицы. Ко времени отлета птиц (особенно отлетающих рано, например куликов) лишь часть самок достигает половой зрелости. Кроме того, эти самки выделяют

Т а б л и ц а 1
Условная численность птиц — облигатных хозяев скребней
в Чаунской низменности

| Название птицы | Условная численность | | |
|--|----------------------|-----------------------|-----------------------|
| | гнездовый период | послегнездовый период | принятая для расчетов |
| Морянка <i>Clangula hyemalis</i> (L.) | 1.0 | 4.0 | 2.50 |
| Шилохвость <i>Anas acuta</i> (L.) | 0.3 | 5.0 | 2.65 |
| Морская чернеть <i>Aythya marila</i> L.) | 0.1 | 0.8 | 0.45 |
| Очковая гага <i>Somateria fisheri</i> (Brandt) | 0.05 | 0.2 | 0.13 |
| Гага-гребенушка <i>S. spectabilis</i> (L.) | 0.005 | 0.02 | 0.013 |
| Чернозобик <i>Calidris alpina</i> (L.) | 1.0 | 1.5 | 1.25 |
| Плосконосый плавунчик <i>Phalaropus fulicarius</i> (L.) | 0.6 | 0.8 | 0.70 |
| Крутлоносый плавунчик <i>Ph. lobatus</i> (L.) | 0.4 | 1.06 | 0.73 |
| Дутиш <i>Calidris melanotos</i> (Vieill.) | 0.1 | 0.26 | 0.18 |
| Американский бекасвидный веретенник <i>Limnodromus griseus</i> (Gw.) | 0.1 | 0.15 | 0.13 |

ко времени отлета лишь часть яиц из числа тех, которые они потенциально могут выделить. Таким образом, в изученной экосистеме выносятся паразитов значительно больше, чем приносится в нее.

Для вычисления потока инвазии между промежуточными хозяевами и отдельными окончательными хозяевами в каждой паразитарной системе мы применили принцип, использованный Холмсом с соавторами (Holmes e. a., 1977) в работе по регуляции численности скребней рыб *Metechinorhynchus salmonis*. В вычисления внесены изменения, учитывающие особенности динамики численности хозяев — перелетных птиц. Для расчетов учтены следующие показатели.

1. Численность хозяев. Основываясь на данных сотрудника нашего института орнитолога А. Я. Кондратьева, была оценена относительная численность птиц в Чаунской низменности (табл. 1). При ее составлении условно за единицу принята численность характерных для региона птиц — морянки (для утиных) и чернозобика (для куликов). В таблице учтено увеличение численности за счет появления молодняка, а также увеличение числа шилохвости в результате отколевки молодых птиц из более южных местообитаний. (Феномен миграций молодых птиц на север от мест гнездовья присущ некоторым тундровым птицам и описан в литературе).

2. Зараженность птиц (табл. 2) характеризуют данные вскрытий. Для расчетов использован индекс обилия (количество паразитов на одну исследованную особь), вычисленный по Беклемишеву (1961).

3. Поток инвазии, выделяемой каждой популяцией окончательных хозяев во внешнюю среду, вычислен по индексу зрелых самок (табл. 2), рассчитанному аналогично индексу обилия. В таблице указан также процент зрелых самок (от общего их числа), который является важным показателем состояния популяции паразитов и колеблется при различной степени инвазии.

Произведение чисел, характеризующих относительную численность птиц и индекс обилия паразитов, дает представление об относительной величине потока инвазии от промежуточного хозяина (хозяев) к каждому из окончательных хозяев. Сумма чисел, выражающих это направление потока инвазии, принята за единицу, а цифры на схеме указывают, какая доля от единицы принадлежит каждому из хозяев. Произведение относительной численности хозяев на индекс зрелых самок выражает поток инвазии от популяции каждого хозяина во внешнюю среду. Сумма этих показателей также принята за единицу, а цифры на схеме указывают, какую долю (от единицы) инвазионных яиц выделяет каждая из популяций, иными словами, эта цифра характеризует значение каждого из хозяев в поддержании паразитарной системы.

Нужно отметить, что в этих расчетах имеются некоторые упрощения, например, предполагается, что приживаемость гельминтов во всех хозяевах одинакова, как одинакова плодовитость самок скребней. На самом деле это, очевидно, не так, однако даже с упомянутыми упрощениями приведенные

Т а б л и ц а 2
Зараженность облигатных окончательных хозяев скребнями

| Хозяин | Вскрыто (в экз.) | Заражено | | Обнаружено скребней | | Индекс обилия | | Процент зрелых самок |
|---|---------------------|----------|------|------------------------|-----------------|------------------|-----------------|----------------------------|
| | | экз. | % | всего | зрелых самок | общий | зрелых самок | |
| <i>Arhythmorhynchus petrochenkoï</i> | | | | | | | | |
| Плосконосый плавунчик | 223 | 70 | 31.4 | 596 | 127 | 2.7 | 0.6 | 22.0 |
| Круглоносый плавунчик | 261 | 47 | 18.0 | 262 | 115 | 1.0 | 0.4 | 40.0 |
| Чернозобик | 355 | 70 | 19.7 | 248 | 56 | 0.7 | 0.2 | 29.0 |
| Дутыш | 200 | 64 | 32.0 | 221 | 28 | 1.1 | 0.1 | 9.0 |
| Американский бекасовид- ный веретенник | 126 | 51 | 40.5 | 244 | 33 | 1.9 | 0.3 | 16.0 |
| <i>Filicollis anatis</i> | | | | | | | | |
| Шилохвость | 190 | 161 | 84.7 | 6574 | 1139 | 34.6 | 6.0 | 17.0 |
| Морская чернеть | 59 | 39 | 66.1 | 1054 | 238 | 17.9 | 4.0 | 23.0 |
| Очковая гага | 56 | 47 | 83.9 | 675 | 88 | 12.1 | 1.6 | 13.0 |
| Гага-гребенушка | 20 | 7 | 35.0 | 28 | 17 | 1.4 | 0.8 | 60.0 |
| <i>F. trophimenkoï</i> | | | | | | | | |
| Морянка | 266 | 187 | 70.3 | 5188 | 1004 | 19.5 | 3.8 | 19.0 |
| Морская чернеть | 59 | 24 | 40.7 | 416 | 88 | 7.1 | 1.5 | 21.0 |
| Очковая гага | 56 | 39 | 69.6 | 605 | 92 | 10.8 | 1.6 | 15.0 |
| Гага-гребенушка | 20 | 5 | 25.0 | 26 | 11 | 1.3 | 0.6 | 46.0 |
| <i>Polymorphus strumosoides</i> | | | | | | | | |
| Морянка | 266 | 45 | 16.9 | 1222 | 617 | 4.6 | 2.3 | 50.0 |
| Морская чернеть | 59 | 8 | 13.6 | 40 | 25 | 0.7 | 0.4 | 57.0 |
| Очковая гага | 56 | 4 | 7.1 | 6 | 3 | 0.1 | 0.05 | 50.0 |
| <i>P. minutus</i> | | | | | | | | |
| Шилохвость | 190 | 24 | 12.6 | 907 | 289 | 4.8 | 1.5 | 32.0 |
| Очковая гага | 56 | 1 | 1.8 | 2 | 2 | 0.04 | 0.04 | 100.0 |
| Морская чернеть | 59 | 2 | 3.4 | 2 | 2 | 0.03 | 0.03 | 100.0 |
| Морянка | 266 | 6 | 2.3 | 17 | 6 | 0.06 | 0.02 | 35.0 |

цифры, на наш взгляд, довольно наглядно демонстрируют особенности изученных паразитарных систем.

П а р а з и т а р н а я с и с т е м а *Arhythmorhynchus petrochenkoï*. Облигатными хозяевами этого скребня являются кулики пяти видов — плосконосый плавунчик, круглоносый плавунчик, чернозобик, дутыш и американский бекасовидный веретенник. 2 вида отмечены в качестве факультативных, 20 — абортивных хозяев. Зараженность облигатных хозяев показана на табл. 2.

На рис. 1 изображена схема потоков инвазии в паразитарной системе *A. petrochenkoï*. Как видно, основная доля потока инвазионных личинок скребня попадает в популяцию плосконого плавунчика, которая, в свою очередь, выделяет во внешнюю среду основную часть яиц паразита. Два других хозяина — круглоносый плавунчик и чернозобик — вместе имеют примерно то же значение в балансе инвазии, что и плосконосый плавунчик. Значение дутыша и американского бекасовидного веретенника в циркуляции инвазии невелико. Основной хозяин скребня — плосконосый плавунчик — не самый многочисленный среди облигатных хозяев и его значение в паразитарной системе определяется высокой зараженностью птиц и довольно высоким индексом зрелых самок (табл. 2), что, в свою очередь, обусловлено, очевидно, большим потреблением в пищу промежуточных хозяев скребня и большей физиологической восприимчивостью к паразиту. Значение остальных четырех хозяев определяется в первую очередь их численностью; малочисленные дутыши и бекасовидный веретенник имеют существенно меньшее значение в круговороте инвазии,

чем круглоносый плавунчик и чернозобик, хотя зараженность первых даже несколько превышает таковую последних.

Паразитарная система *Filicollis anatis*. Облигатные хозяева — утиные птицы четырех видов: шилохвость, морская чернеть, очковая

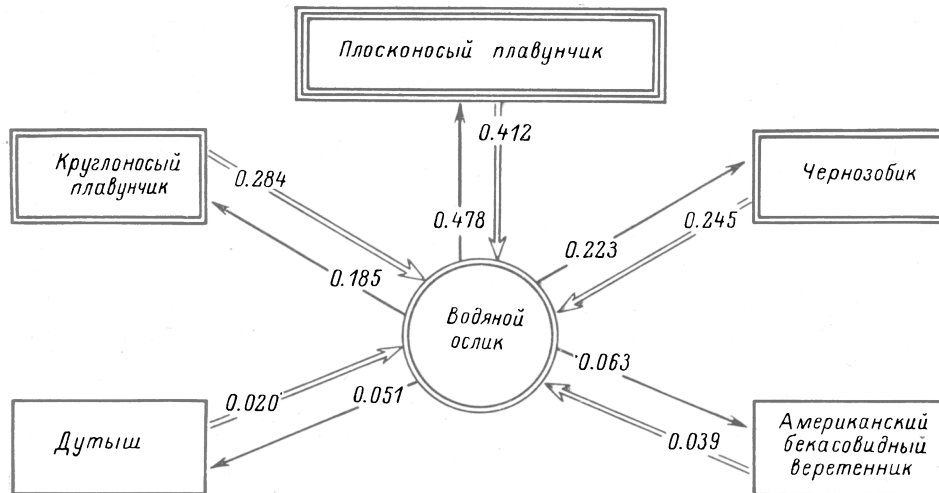


Рис. 1. Паразитарная система *Arhythmorhynchus petrochenkoii*.

гага и гага-гребенушка; факультативные — птицы пяти видов; abortивные — 17 видов. Как видно из рис. 2, подавляющая часть (около 98%) потока инвазии приходится на популяцию шилохвости. Морская чернеть обеспечивает около 10% потока, гаги — лишь очень небольшую его часть. Главенствующая роль

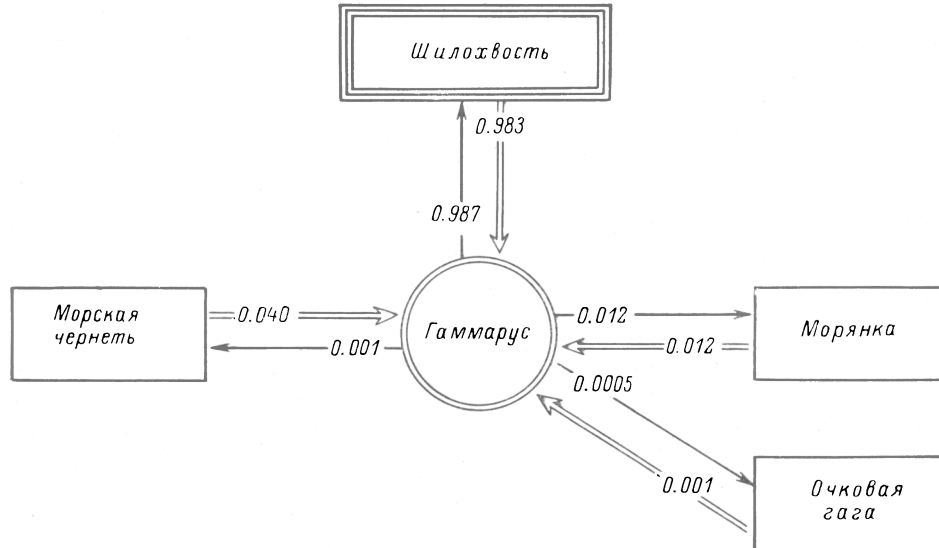


Рис. 2. Паразитарная система *Filicollis anatis*.

шилохвости в этой паразитарной системе определяется ее восприимчивостью к паразиту и высокой численностью.

Паразитарная система *F. trophimenkoii*. Облигатными хозяевами скребня являются морянка, морская чернеть, очковая гага и гага-гребенушка; факультативными — птицы двух видов; abortивными — шести видов. Регуляция численности скребней осуществляется, как и в случае с *F. anatis*, одним видом — морянкой, на долю которой приходится более 90%

потока инвазии (рис. 3). Остальные окончательные хозяева регулируют лишь 10% потока.

Паразитарная система *Polymorphus strumosoides*. В отличие от предшествующих скребней, представители рода *Polymorphus*

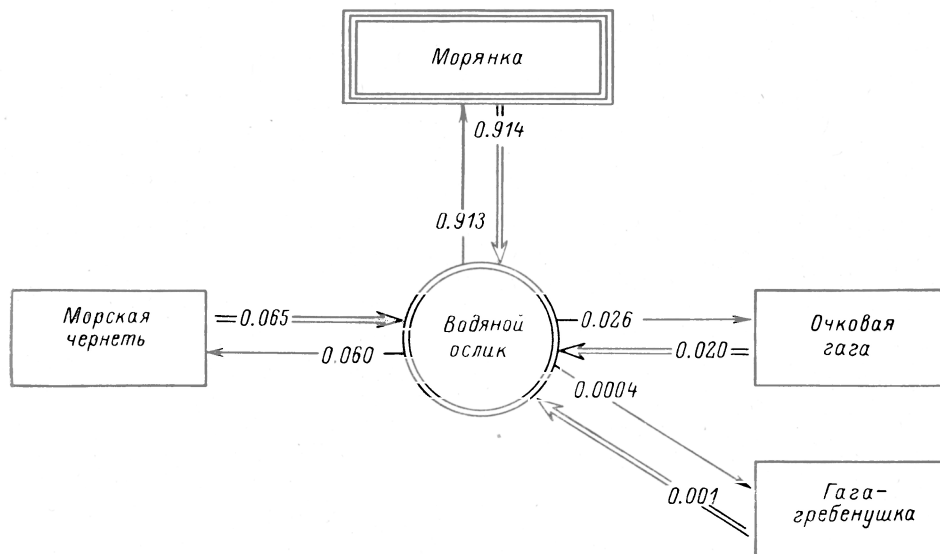


Рис. 3. Паразитарная система *Filicollis trophimenkoi*.

развиваются не через равноногих раков, а через бокоплавов. Зараженность птиц этими скребнями примерно на порядок ниже, чем предшествующими. Обязательными хозяевами паразита являются морянка, морская чернеть и очковая гага; кроме того, два вида птиц отмечены как факультативные и четыре

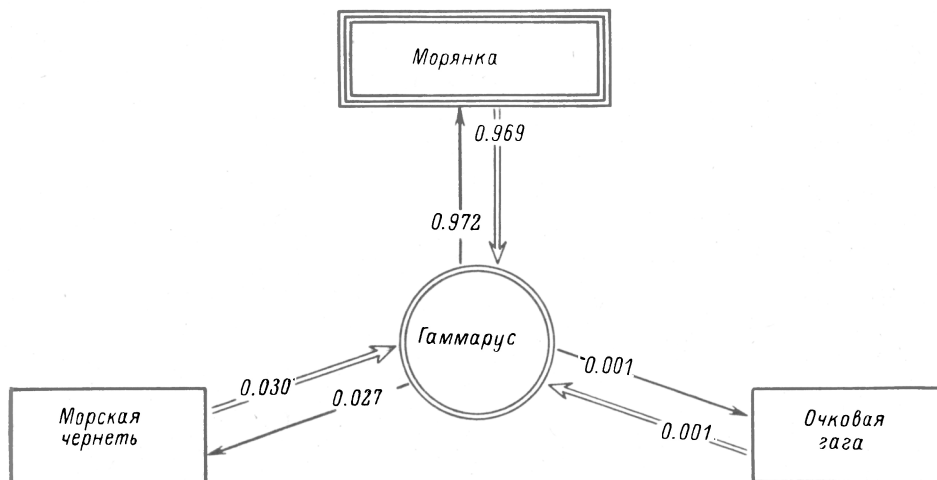


Рис. 4. Паразитарная система *Polymorphus strumosoides*.

вида — как абортивные хозяева. Основную массу потока инвазии (около 97%) регулирует популяция морянки (рис. 4).

Паразитарная система *P. minutus*. Широко распространенный паразит, вызывающий в птицеводческих хозяйствах заболевание домашних уток. Обязательными хозяевами в Чаунских тундрах служат птицы четырех видов — шилохвость, морская чернеть, очковая гага и морянка, хозяева других категорий не зарегистрированы. Главный хозяин, поддерживающий паразитарную систему, — шилохвость, на популяцию которой приходится 98—99% потока инвазии (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные выше данные позволяют сделать несколько важных выводов.

1. Анализ структуры паразитарных систем скребней утиных птиц Чаунской низменности показал характерную их особенность — основным хозяином широко распространенных паразитов *Filicollis anatis* и *Polymorphus minutus* служит шилохвость, т. е. хозяин, тоже имеющий широкий ареал; основным же хозяином северных скребней *F. trophimenkoi* и *P. strumosoides* является морянка, характерный обитатель высоких широт. Нечто похожее имеет место и в случае с *Arhythmorhynchus petrochenkoi* — облигатными хозяевами этого скребня являются северные кулики, тогда как представители широко распространенных видов служат только абортивными хозяевами. Данное обстоятельство свиде-

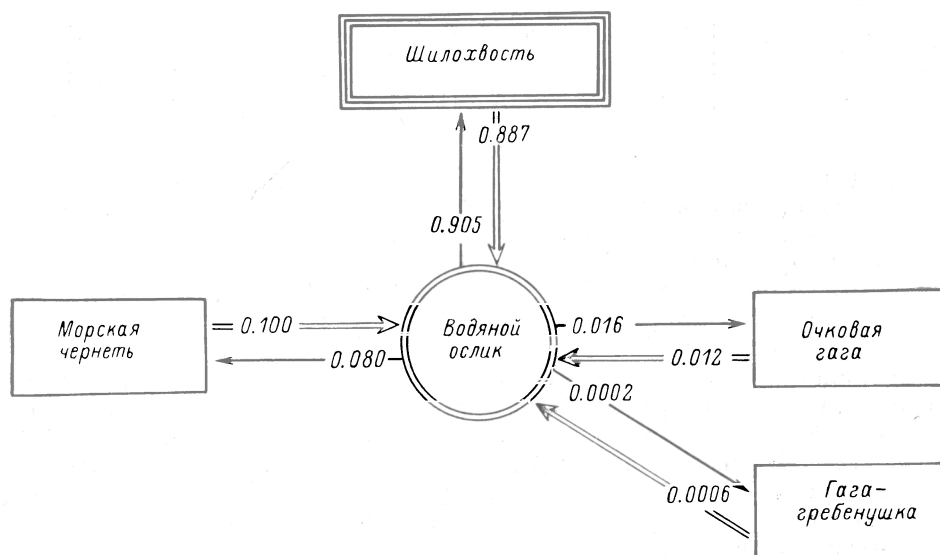


Рис. 5. Паразитарная система *Polymorphus minutus*.

тельству об истории формирования фауны скребней птиц Субарктики, сложившейся из автохтонных и широко распространенных видов. Подобная картина прослеживается также на других группах гельминтов северных птиц и, вероятно, отражает более общую закономерность.

2. В изученных паразитарных системах выделение обильного количества инвазионных элементов во внешнюю среду обеспечивает один из хозяев. К подобному заключению пришли также Холмс с соавторами (Holmes e. a., 1977), которые назвали этого основного хозяина «первичным» или «донором», а остальных — «вторичными» или «реципиентами». Из проанализированных нами пяти паразитарных систем в четырех на долю основного хозяина приходится от 89 до 98% потока инвазионных элементов во внешнюю среду, в паразитарной системе *Arhythmorhynchus petrochenkoi* основной хозяин — плосконосый плавунчик обеспечивает выделение 41% инвазионных элементов.

Предпосылки становления одного из облигатных хозяев основным определяются по крайней мере тремя факторами — физиологической их восприимчивостью, численностью и особенностями экологии (в случаях, когда заражение происходит алиментарным путем — характером питания). Взаимодействие этих факторов сложное. Во всяком случае, для выполнения функции основного хозяина необходима достаточно высокая восприимчивость к паразиту и достаточно высокая численность. Как показывает пример с паразитарной системой *A. petrochenkoi*, основным хозяином может быть и не самый многочисленный в экосистеме облигатный хозяин — в данном случае коррективы вносят экологические особенности последнего, определяющие частоту контактов паразита и хозяина, а также степень восприимчивости различных видов хозяев к паразиту.

Т а б л и ц а 3
Изменение процента зрелых самок *Filicollis anatis* и *F. trophimenkoi*
в зависимости от интенсивности инвазии

| Интенсивность инвазии (в экз.) | Время наблюдений | Количество зараженных птиц | Процент зрелых самок скребней |
|-----------------------------------|------------------|-------------------------------|----------------------------------|
| <i>F. anatis</i> у шилохвости | | | |
| 1—30 | Август—сентябрь | 79 | 35.0 |
| 30—100 | | 47 | 23.0 |
| Более 100 | | 17 | 7.0 |
| <i>F. trophimenkoi</i> у морянки | | | |
| 1—30 | Июль—сентябрь | 79 | 37.1 |
| 30—100 | | 36 | 22.5 |
| Более 100 | | 8 | 14.4 |

3. Процент зрелых самок в большинстве случаев ниже у основных окончательных хозяев (доноров), чем у вторичных (реципиентов), зараженных слабее, чем первые. Имеющиеся исключения могут быть легко объяснены; например, у дутьща и американского бекасовидного веретенника индекс зрелости *Arhythmorhynchus petrochenkoi* ниже, чем у основного хозяина, что объясняется тем, что эти кулики гнездятся в более возвышенных местах, где мало промежуточных хозяев гельминта и где молодые птицы заражаются им преимущественно во второй половине лета во время осенних кочевок в придельтовой тундре; поэтому при вскрытии у них обнаружено небольшое количество зрелых самок. Данные табл. 2 и 3 свидетельствуют о том, что чем выше средняя инвазированность птиц различными видами скребней, тем ниже у них процент зрелых самок.

Перечисленные обстоятельства, на наш взгляд очень важные, говорят о существовании механизма регуляции численности, действующего по принципу отрицательной обратной связи.

В последнее 10-летие получила развитие (особенно в работах английских паразитологов) теория регуляции численности паразитов. В ее основу положены концепции Брэдли (Bradley, 1974) о трех типах (I—III) регуляции численности паразитов. Первый тип связан с условиями передачи инвазии, например, климатическими, не зависящими от плотности популяции. Регуляция по этому типу несовершенна и не может обеспечить устойчивой стабилизации численности паразитов, поскольку осуществляется без обратной связи.

Второй тип регуляции — через смертность части популяции хозяина, интенсивно зараженной паразитами, или через так называемый стерильный иммунитет, когда часть популяции хозяина приобретает полную невосприимчивость к паразиту. Хотя механизмы влияния на численность паразитов в данном случае разные, эффект их сходен. Третий тип регуляции — воздействие на численность паразитов в особи хозяина (т. е. в микропопуляции). По мнению Брэдли, оно осуществляется иммунными реакциями, однако Холмс с соавторами в цитированной работе убедительно показал, что микропопуляции паразитов могут регулироваться также внутривидовой и межвидовой конкуренцией, влияющей главным образом на число самок, достигающих зрелости, а также на приживаемость паразитов, сроки жизни и т. п. Процессы, происходящие в микропопуляциях, регулируют популяцию в целом. Регуляция численности по типам II и III осуществляется по принципу обратной связи (т. е. через факторы, зависящие от численности), регулируемые таким образом системы обладают высокой стабильностью.

Достаточно полный анализ имеющихся в литературе данных сделан в книге Кеннеди (1978). Автор пришел к выводу, что численность паразитов у пойкило-термных животных (рыб) регулируется факторами, не зависящими от численности (т. е. по типу I), у птиц эта регуляция может осуществляться двояко — у диких птиц аналогично тому, как это происходит у рыб, у домашних, где условия содержания способствуют более высокой зараженности — по прин-

ципу обратной связи (т. е. по типам II или III). Только для млекопитающих Кеннеди нашел доказательства существования действенных механизмов, регулирующих численность паразитов по принципу обратной отрицательной связи (главным образом через иммунные реакции). Очевидно, что на выводы Кеннеди оказала влияние степень изученности различных паразитарных систем, которая значительно выше у паразитов млекопитающих (особенно человека), чем у рыб или птиц (а у последних опять же — выше у домашних, чем у диких). Не вдаваясь в подробное обсуждение этого вопроса, отметим, что Холмс с соавторами в уже упоминавшейся работе описывает у скребня рыб *Metechinorhynchus salmonis* регуляцию численности по всем трем типам (причем у разных хозяев она осуществляется, по их мнению, разными путями), включая типы II и III, определяющие высокую стабильность паразитарной системы (регуляция по типу III осуществляется за счет конкуренции). В своей более поздней работе Кеннеди (Kennedy, 1977), анализируя факторы регуляции численности паразитов рыб, уже признает факт регуляции популяций паразитов рыб зависящими от численности факторами, подчеркивая, однако, что в большинстве случаев регуляции осуществляются факторами, не зависящими от численности. Автор допускает, что у паразитов рыб, так же как и у свободноживущих видов, не зависящие от плотности факторы угнетают численность, держат ее долгое время ниже уровня, по достижении которого включаются механизмы регуляции, зависящие от численности. Несомненно, что регуляция численности паразитов у рыб, обладающих слабой способностью к образованию антител (Петров, 1968), и у млекопитающих или у птиц с их совершенной иммунной системой должна осуществляться по-разному, однако в настоящее время многие аспекты этой сложной проблемы изучены еще недостаточно.

Данные, приведенные нами, свидетельствуют, что у диких птиц существует регуляция численности паразитов по обратной связи, и именно по типу III, причем ее эффективность находится в прямой зависимости от интенсивности инвазии особей хозяина. Сумма эффектов регуляции в каждом отдельном хозяине (микропопуляции) влияет на общий популяционный эффект, который зависит также от действия других регулирующих факторов. Однако наши материалы не позволяют судить, какие механизмы действуют в этой регуляции: иммунитет или внутривидовая (межвидовая) конкуренция. Вероятнее всего, оба фактора — иммунитет и конкуренция — действуют совместно, однако этот вопрос требует специального исследования.

4. Различия в механизмах регуляции численности в популяциях паразитов разных хозяев позволяют предполагать также различия в самой структуре этих популяций. Надо отметить, что в последнее время довольно оживленно дискутируется вопрос о самом понятии популяции паразитов и высказываются различные мнения. Бауер и Лопухина (1977), например, не видят принципиальных различий между популяциями свободноживущих и паразитических организмов. Противоположную точку зрения высказал Лебедев (1979), который считает, что популяция паразитических видов является своего рода «квазипопуляцией». По его мнению, в некоторых случаях паразитическая популяция должна соответствовать дему свободных организмов, локальной популяции Баянова (1977) или микропопуляции в понимании Беклемишева, существуя главным образом в виде своеобразного ксенотема (т. е. дема, состоящего из разнородных элементов). Правда, автор отмечает, что о сходстве популяции паразитов со свободными видами можно говорить, если рассматривать ее в понимании Добжанского, т. е. как репродуктивное сообщество с общим генофондом. Отметим, что, с нашей точки зрения, нельзя говорить о популяции, не рассматривая ее как репродуктивное сообщество. То обстоятельство, что среди паразитов существуют бисексуальные и гермофродитные виды, широко распространен партеногенез и другие способы размножения, никак не определяет специфику паразитических популяций, поскольку те же способы размножения существуют и среди свободноживущих организмов.

Один из авторов этой статьи уже имел случай высказать свое отношение к вопросу о сопоставимости свободноживущих и паразитических популяций. По мнению Контримавичуса (1969), одно из главных отличий между популяциями этих двух групп организмов заключается в том, что «причины изменения

численности и структуры популяций и механизмы, регулирующие эти процессы, у паразитов во многом отличаются от действующих в популяциях свободноживущих организмов» (с. 334). Таким образом, основное отличие паразитических популяций усматривается именно в специфических процессах регуляции численности. Несколько выше мы отметили, что по современным воззрениям популяции паразитов одних животных (рыб) регулируются механизмами, в принципе сходными с действующими в свободноживущих популяциях, тогда как у других (птиц, млекопитающих) эти механизмы довольно специфичны в силу усиления иммунологических факторов регуляции. Очевидно, что различие в регуляции численности делает различными также структуру популяции и многие популяционные процессы. Таким образом, среди паразитических популяций можно ожидать существование популяций как очень сходных по основным популяционным параметрам с популяциями свободноживущих организмов, так и довольно специфических, обладающих особыми «паразитическими» популяционными процессами. Что же касается генетических параметров популяций, их ни в коей мере нельзя отделять от экологических, поскольку они тесно взаимосвязаны. Во всяком случае, важнейшие популяционные процессы, обусловленные такими свойствами, как «агрессивность» паразита по отношению к хозяину и резистентность хозяина, контролируются генетически (Clarke, 1977). Этим же автором показано, что нет принципиальных различий в популяционно-генетических процессах хозяина и паразита. Более того, Кларк считает, что взаимодействие хозяина и паразитов является одной из основных причин полиморфизма в природе и весьма действенным фактором естественного отбора. Несомненно, что трактовка популяций паразитов без учета этих аспектов их популяционной биологии просто немыслима.

Сказанное выше достаточно хорошо показывает, что паразитарная система является чрезвычайно удобной моделью в изучении популяционной экологии гельминтов (как и других паразитов). Изучение структуры и особенно функционирования паразитарной системы — наиболее простой путь к изучению структуры самой популяции гельминтов и многих аспектов ее биологии, включая процессы регуляции численности. Анализ потоков инвазии в паразитарной системе позволяет выяснить значение каждого из дефинитивных хозяев в поддержании самой системы и характер взаимодействия паразитов с отдельными хозяевами. Несомненно, что структура паразитарных систем меняется в пространстве и что эти изменения также могут служить важной характеристикой структуры популяции паразитов.

Паразитарная система является также незаменимой моделью изучения микроэволюционных процессов в популяциях паразитов, включая процессы видообразования. Вторичные хозяева (реципиенты) могут иметь существенное значение в формировании гельминтов (включая симпатрическое) по принципу гостальной радиации (Контримавичус, 1969, 1978). Поскольку паразит, инвазирующий двух близких хозяев, теоретически имеет возможность дивергировать в результате ответа на генетические процессы, происходящие в популяциях хозяев, большее значение в гостальной радиации могут иметь многочисленные факультативные и абортивные хозяева, о чем в отношении скребней уже писала Хохлова (1980). И, наконец, изучение паразитарных систем может дать много для познания экологии самих хозяев, в частности их питания. Все это делает изучение паразитарных систем гельминтов весьма важным для развития популяционной экологии и популяционной генетики паразитов. Надо также отметить, что эти проблемы весьма важны не только в теоретическом, но и в прикладном отношении — заметный прогресс в методах борьбы с паразитами сейчас возможен только на основе успехов изучения их популяционной биологии.

Литература

- А т р а ш к е в и ч Г. И. *Filicollis trophimenkoi* sp. nov. (Acanthocephala; Polymorphidae) от утиных Северо-Западной Чукотки. — *Паразитология*, 1981, т. 16, вып. 2, с. 102—107.
 Б а у е р О. Н., Л о п у х и н а А. М. Популяция и динамика ее численности у гельминтов. — *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 1977, т. 27, с. 169—180.
 Б е к л е м и ш е в В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов. — *Зоол. журн.*, 1956, т. 35, вып. 12, с. 1765—1729.

- Беклемишев В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 8, с. 1128—1137.
- Беклемишев В. Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций паразитов и нидиколов. — Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 2, с. 149—158.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., Мир, 1978. 230 с.
- Контримавичус В. Л. Гельминтофауна кунных и пути ее формирования. М., Наука, 1969. 432 с.
- Контримавичус В. Л. Резервуарный паразитизм и симпатрическое видообразование у гельминтов. — В кн.: Научные и прикладные проблемы гельминтологии. Наука, 1978, с. 53—58.
- Лебедев Б. И. Некоторые эволюционные проблемы общей паразитологии. — В кн.: Эволюционные исследования. Владивосток, 1979, с. 91—102.
- Петров Р. В. Введение в неинфекционную иммунологию. Новосибирск, Наука, 1968. 188 с.
- Хохлова И. Г. К биологии скребней рода *Polymorphus* (Acanthocephala; Polymorphidae). — Тр. ГЕЛАН СССР, 1980, т. 30, с. 125—133.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. 2. М., Наука, 1972. 515 с.
- Bradley D. J. Stability in host—parasite systems. — In: Ecological stability. Eds. M. B. Usher, M. H. Williamson. London, Chapman and Hall, 1974, p. 71—88.
- Clark B. The ecological genetic of host-parasite relationships. — In: Genetics aspects of host-parasite relationships. Eds. E. R. Taylor, R. Muller, Oxford, Blackwell sci. Publ., 1977, p. 87—107.
- Esch G. W., J. W. Gibbons, J. E. Bourque. An analysis of the relationship between stress and parasitism. — Amer. Mid. Nat., 1975, vol. 93, N 2, p. 339—353.
- Holmes J. L., R. P. Hobbs, T. S. Leong. Populations in perspective: community organisation and regulation of parasite populations. — In: Regulation of parasite populations. Ed. G. W. Esch, New York, Ac. Press, 1977, p. 209—245.
- Kennedy K. The regulation of fish parasite populations. — Ibid., 1977, p. 63—109.

PARASITIC SYSTEMS AND THEIR ROLE IN THE POPULATION BIOLOGY OF HELMINTHS

V. L. Kontrimavichus, G. I. Atrashkevich

S U M M A R Y

Interacting populations of the parasite and their hosts are regarded after Beklemishev (1956) as parasitic systems which are similar to other ecological systems such as predator-prey, herbivorous animal-plant, etc. A structure of parasitic systems formed by five species of acanthocephals of birds is considered herein. It has been established that the abundance of parasites is regulated by one of the definitive hosts as it was shown by Holmes e. a. (1977) for *Metechinorhynchus salmonis*. The regulation of the abundance is accomplished on the feedback principle. Functions of parasitic systems and their role as a model for a study of population biology of helminths are considered.